# Ueber die Verwerthung des Humus

bei der

# Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen.

## INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VORGELEGT DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT

DER

KÖNIGL. FRIEDRICH-ALEXANDERS-UNIVERSITÄT

ZU ERLANGEN

VON

**WILHELM HÖVELER**

APOTHEKER

AUS PAPENBURG IN HANNOVER.

Mit zwei Tafeln.

**Berlin, 1892.**

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Ed. Eggers.

(Separat-Abdruck aus Pringsheim's Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik Band XXIV, Heft 2.)

Seinen theuren Eltern

in Liebe und Dankbarkeit

gewidmet

vom

Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535708_0035

# Lebenslauf.

Verfasser, Johann Wilhelm Höveler, kath. Religion, wurde am 27. März 1863 zu Papenburg an der Ems geboren. Nach Absolvirung des Real-Progymnasiums seiner Vaterstadt widmete er sich Herbst 1881 der Pharmacie. Die Lehrzeit legte er in Harburg a. E. zurück. Während seiner dreijährigen Conditionszeit war es ihm vergönnt, in den folgenden Orten practisch thätig zu sein: Lenzen a. E., Rheine i. Westf., Zürich, Staufen i. Br., Mülheim a. R., Schwerin i. M. Herbst 1887 bezog er die Universität Würzburg, an welcher Hochschule er im Sommer 1889 das pharmaceutische Staatsexamen bestand. An der Unviersität Würzburg verblieb er auch noch während des S. S. 1889. Das W. S. 1889/90 verbrachte er in Rostock. In Berlin war er vom 1. März bis zum 1. December thätig.

Während seiner Studienzeit nahm er Theil an den Vorlesungen und Practica, welche folgende Herren (Professoren) abhielten:

Würzburg: Prof. Dr. von Sachs, Prof. Dr. Fischer, Prof. Dr. Knorr, Prof. Dr. Kohlrausch, Dr. Heydweiler, Prof. Dr. Semper, Dr. Noll, Prof. Dr. Medicus, Prof. Dr. Röntschen. Rostock: Prof. Dr. Falkenberg, Prof. Dr. Braun, Dr. Oltmanns. Berlin: Prof. Dr. Frank, Prof. Dr. Kny, Prof. Dr. Börnstein.

Alle den Herren Professoren und Privatdocenten stattet Verfasser an dieser Stelle seinen Dank für gütige Belehrung und Anregung ab. Zu besonderem Dank fühlt er sich dem Herrn Prof. Dr. A. B. Frank verpflichtet.

# Inhalt.


Seite

I. Einleitung . . . . . 283
II. Humus . . . . . 286
III. Ueber das Verhalten der Pflanzenwurzeln im Substrat . . . . . 291
A. Pflanzen mit unechten Wurzeln . . . . . 292
a) Pilze . . . . . 292
b) Algen und Flechten . . . . . 292
c) Moose . . . . . 293
d) Gefässkryptogamen . . . . . 294
B. Pflanzen mit echten Wurzeln . . . . . 294
a) Pflanzen mit unverpilzten Wurzeln . . . . . 294
b) Pflanzen mit verpilzten Wurzeln . . . . . 298
C. Pflanzen, welche besondere Organe für die Nahrungsaufnahme besitzen . . . . . 301
IV. Untersuchungen einiger Humuspflanzen in Bezug auf Wurzelhaare und Verpilzung nebst Angabe der Standorte . . . . . 302
V. Schlusswort . . . . . 309
Figurenerklärung . . . . . 316

Untenstehende Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institute der Königlichen landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin ausgeführt. An erster Stelle sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. B. Frank meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die Anregung zur Arbeit und die gütigst ertheilten Rathschläge und Belehrungen.

## I. Einleitung.

Ueber die Aufnahme der Nährstoffe, sowie deren Werth für die Pflanzen haben zu verschiedenen Zeiten sehr von einander abweichende Ansichten geherrscht. Die zuerst von Aristoteles aufgestellte Lehre, wonach die Pflanzen alle Nahrung im Boden in einer solchen Form vorgebildet finden, dass sie dieselbe nur aufzunehmen brauchen, war viele Jahrhunderte allgemein anerkannt. Zu jenen Zeiten, als man sich mit derartigen Fragen nicht weiter befasste, erschien es ja auch ganz natürlich. Man säte das Samenkorn aus, es wuchs, trieb Blätter und Blüthen und brachte Früchte. Von einer Nahrungsaufnahme merkte man absolut nichts. Johann Baptist van Helmont, 1774 zu Brüssel geboren, war der erste, welcher durch einen sehr einfachen Versuch das Unhaltbare der Aristotelischen Lehre nachwies. Van Helmont liess eine Weide fünf Jahre lang in einem Topfe mit genau 200 Pfund Erde wachsen und fand, dass die Erde in dieser Zeit nur zwei Unzen (= 60 g) verloren hatte, während die Weide ein Gewicht von 164 Pfund

angesammelt hatte. Wenngleich van Helmont noch den Fehler beging, das Wasser, womit die Pflanze begossen worden war, als das alleinige Nahrungsmittel zu betrachten, aus dem die ganze Stoffansammlung der Weide stammte, so hatte er doch zum ersten Mal den Weg des Experimentes beschritten und die Lehre des Aristoteles widerlegt. Inzwischen hatte die Wissenschaft wieder einen bedeutenden Fortschritt gemacht. Durch die epochemachende Entdeckung des Holländers Jan Ingenhouss im Jahre 1779 hatte man einen Körper kennen gelernt, der zum Aufbau des Pflanzenorganismus von höchster Bedeutung ist. Ingenhouss hatte nämlich beobachtet, dass die grünen Blätter im Sonnenlichte Sauerstoff ausscheiden. Dem Scharfsinn Ingenhouss' war es schon damals gelungen, für diese Erscheinung die richtige Erklärung zu finden, dass nämlich die Kohlensäure der Luft von den grünen Pflanzentheilen zersetzt werde, trotzdem der grosse Reformator der Chemie Lavoisier den Kohlensäuregehalt der Luft noch läugnete.

Zu Anfang dieses Jahrhunderts waren es hauptsächlich H. Davy und Saussure, welche immer noch an der alten Lehre in sofern festhielten, als sie die Humussubstanzen für ein ebenso wichtiges Pflanzennahrungsmittel hielten als die Kohlensäure der Luft. Saussure hielt diese Ansicht bis zu seinem Lebensende aufrecht, was um so mehr zu verwundern ist, als gerade er es war, der durch seine genialen Untersuchungen die Entdeckungen Ingenhouss' fester begründete. H. Davy[1]) sprach sich über die Wirkung des Humus folgendermassen aus: „Wenn Pflanzen im Boden wachsen, dem es an todter organischer Substanz gebricht, so bleiben sie dürftig und ihre Holzfaser bekommt einen Ueberschuss an Erden."

Von landwirthschaftlicher Seite war es hauptsächlich Thaer, der die nach ihm benannte Humustheorie, welche im Humus das hauptsächlichste Nahrungsmittel der Pflanzen erkennt, zur Geltung brachte. Die Humustheorie stand lange in grossem Ansehen, bis ihr von Liebig der Todesstoss versetzt wurde. Liebig war es, welcher zuerst den Werth der Mineralbestandtheile für die Ernährung der Pflanzen erkannte und seine Lehre durch Versuche fester begründete.

---

1) H. Davy, Elemente der Agriculturchemie. Deutsch 1814. p. 296.

Die Humustheorie war so tief eingebürgert, dass Liebig's[1]) bedeutendes Werk eine wahre Sturmfluth von Streitschriften entfesselte.

Auch Saussure[2]) war ein Gegner Liebig's und sprach sich folgendermassen aus: „Herr Liebig, der nur dem Ammoniak oder seinen Salzen mit Salpetersäure die Uebertragung des Stickstoffs auf die Pflanze zuschreibt, sagt, dass dasselbe immer im destillirten Wasser enthalten sei. Wir werden die Nützlichkeit des Ammoniaks als Bestandtheil des Düngers, Mergels, Thons nicht bestreiten, wir wollen nur sagen, dass es hauptsächlich verwendet wird, nicht um sich isolirt mit den Pflanzen zu verbinden, sondern als Auflösungsmittel des Humus und der im Boden enthaltenen organischen Materien; um aber diese verschiedenen Quellen (Ammoniak und Salpetersäure) mitwirken zu lassen, müssen wir von der Erfahrung absehen, indem noch keine Beobachtung bewiesen hat, dass die Pflanzen unmittelbar Ammoniak oder Salpetersäure assimiliren."

Welch' ungeheuren Umschwung die Liebig'schen Entdeckungen hervorgerufen haben, beweisen am besten die grossen Quantitäten Kunstdünger, welche zur Zeit in der Landwirthschaft Verwendung finden. Wie ja so häufig im Leben durch neue Entdeckungen das Alte werthlos wird, so auch hier; hat man doch lange genug den organischen Substanzen, aus denen sich allein der Humus bilden kann, den ihnen in der Landwirthschaft gebührenden Platz versagt. Der Humus stellt nicht nur eine Quelle dar, aus der die mineralischen Bodenbestandtheile sich zwar langsam aber stetig ergänzen, sondern er wird auch von vielen Pflanzen direct verwendet. Die organischen Substanzen, von denen man gewöhnlich glaubt, dass sie für die Pflanzenwelt nur von untergeordneter Bedeutung sind, spielen eine weit wichtigere Rolle als es auf den ersten Blick erscheinen mag. Unsere Anschauungen über den Werth der organischen Substanzen als Nahrungsmittel der Pflanzen haben sich seit Liebig vollständig geändert. Von den Pilzen ist es schon lange bekannt, dass sie organische Substanzen mit Vortheil zum Aufbau

---

1) Vergl. z. B. Hlubeck, Beleuchtung der organischen Chemie des Herrn Liebig. 1842.

2) Biblioth. de Genève, t. 96, p. 360. Auch Annalen der Chemie und Pharmacie. Bd. 42. p. 275.

ihres Organismus verwenden. Durch Frank's[1]) Untersuchungen wissen wir, dass es Pilze giebt, welche sich symbiotisch mit den Wurzeln der Humuspflanzen verbinden und den Pflanzen Ammendienste leisten, indem sie vorzugsweise die organischen Substanzen für dieselben verwendbar machen. Auch hat Koch[2]) vom Melampyrum pratense constatirt, dass sie durch Haustorien mit organischen Bodenresten verwächst und letztere aussaugt, um die organischen Stoffe für sich zu verwenden.

Verfasser hat es sich zur Aufgabe gestellt, einen kleinen Beitrag zu liefern, welcher die grosse Wichtigkeit der organischen Substanzen für die Pflanze näher beleuchten soll.

## II. Humus.

Am verbreitetsten finden sich die organischen Stoffe des Bodens im Humus. Unter Humus versteht man die braunen und schwarzen unkrystallisirbaren Stoffe, welche bei der Vermoderung und Verwesung der Pflanzen- und Thierstoffe als Zwischenproduct auftreten. Der Humus besteht hauptsächlich aus abgestorbenen Pflanzen. Durch Einwirkung starker Säuren oder Alkalien auf organische Körper, wie Kohlenhydrate, Eiweissstoffe, erhält man auch, bevor diese Körper in ihre Endproducte: Wasserstoff, Kohlensäure, Ammoniak übergehen, jene amorphen, eigenthümlichen Zwischenproducte von brauner oder schwarzer Farbe. Die Humussubstanzen finden sich in den oberen Schichten der Ackererde, im Torfe, in der Braunkohle, im faulen Holze, in verwesten Blättern, in vielen Quellwässern, worin sie sich als gelbbrauner Bodensatz absetzen.

Ueber das chemische Verhalten dieser Körper ist sehr wenig bekannt. Der Humus stellt keine einfache chemische Verbindung dar, sondern besteht aus den verschiedensten Zusammensetzungen.

---

1) Ueber neue Mycorhiza-Formen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrg. 1887, Band 5, Heft 8.

2) Ludwig Koch, Ueber die direkte Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrg. 1887, Band 5, Heft 5.

Es sind Stoffe, die fortwährend durch Verwesung eine weitere Veränderung erleiden und schon aus diesem Grunde keine bestimmte Zusammensetzung, noch bestimmte chemische und physikalische Eigenschaften aufweisen können. Die Verbindungen des Humus sind so complicirter Art, dass es beinahe unmöglich erscheint, über den Humus nach dieser Richtung genügende Aufklärung zu geben. Schon Mulder[1]) sagt: „Man würde, um die in dem Boden enthaltenen Stoffe mit erschöpfender Gründlichkeit zu behandeln, einen grossen Theil einer organischen Chemie schreiben."

Die chemischen Verbindungen des Humus sind sehr complicirt und mit den verschiedensten Namen und Formeln belegt worden, deren Richtigkeit schon öfters angezweifelt wurde. Mulder[2]) unterscheidet folgende Humusstoffe: Quellsäure (Krensäure), Quellsatzsäure (Apokrensäure), Ulminsäure, Huminsäure, Ulmin und Humin. Von diesen Säuren lösen sich in reinem Wasser Quellsäure und Quellsatzsäure. In Flüssigkeiten, welche Alkalien gelöst enthalten, lösen sich auch noch Ulminsäure und Huminsäure. Diejenigen Humusstoffe, welche sich weder in Wasser noch Alkalien lösen, bezeichnet man als Ulmin und Humin.

Die Quellsäure und ihre Salze sind farblos, durch Oxydation geht sie leicht in die braungefärbte Quellsatzsäure über, während die Quellsatzsäure sich leicht wieder zur Quellsäure reducirt. Diese Processe spielen sich im Boden öfters ab.

Ulminsäure und Huminsäure unterscheiden sich durch ihre Farbe, erstere ist braun, letztere schwarz. Durch alkalische Erden werden sie gefällt und ihre Alkalisalze verhalten sich in dieser Hinsicht den Seifen analog.

Die in Alkalien unlöslichen Verwesungsproducte werden ebenfalls nach der Farbe unterschieden. Die braungefärbten Stoffe bezeichnet man als Ulmin, die schwarzgefärbten als Humin. In heissen Alkalien sind diese Stoffe wenigstens theilweise löslich, wobei sie in die betreffenden Säuren überzugehen scheinen.

Mit der Isolirung der einzelnen Humuskörper hat sich eine Reihe von Forschern abgemüht, ohne zu einem besonderen Resultat zu gelangen. Der Humus zeichnet sich durch einen ziemlich hohen

1) Chemie der Ackerkrume. Aus dem Holländischen von Chr. Grimm 1862. I. p. 240.

2) Vergl. Adolf Mayer, Lehrbuch der Agriculturchemie, p. 66 u. 67.

Stickstoffgehalt aus, etwa 3—4 Procent. Man hat jedoch die Erfahrung gemacht, dass Pflanzen, welche im Humus gewachsen waren, denen also Stickstoff in reichlicher Menge zur Verfügung stand, verhältnissmässig wenig von demselben aufnahmen. Der Stickstoff muss sich also im Boden in einer schwer löslichen Verbindung vorfinden. Als solch' schwer löslichen Stoff hat man in manchen Humusarten Chitin vorgefunden, herrührend von zu Grunde gegangenen Insecten und Crustaceen. Von Post[1]), welcher sich mit derartigen Untersuchungen befasst, hat solche Moorbildungen, in denen sich bedeutende Chitinsubstanzen befanden, mit dem Namen koprogenen Humus belegt, im Gegensatz zu dem gewöhnlichen vegetabilischen Humus. Er fand in schwedischen Mooren die trockne Moormasse bis zu $^1/_5$ oder $^1/_6$ aus Chitin bestehend. P. E. Müller, Kopenhagen[2]) fand im Humus einiger Buchenwälder der dänischen Inseln bedeutende Chitinmengen. Bei Untersuchungen, welche ich an Moorböden vornahm, habe ich niemals bedeutendere Chitinmassen vorgefunden. Ganz vereinzelt fanden sich manchmal Insectentheile vor, welche wohl in keinem Moore fehlen dürften. Durch die Untersuchungen der vorhin erwähnten Forscher erklärt es sich leicht, dass die Pflanzen nur schwer diese Stickstoffverbindungen verwerthen können. Die sogenannten insektivoren Pflanzen lassen auch die Chitinhülle zurück, während sie alles Andere von den gefangenen Insecten verwerthen. Es steht fest, dass die grosse Mehrzahl der Humusböden den Stickstoff nicht als Chitinsubstanz enthält, dennoch können die Pflanzen den Stickstoff des Humus nicht so leicht verwenden, wie Ammoniak und Salpetersäure. Es scheint also, dass die Stickstoffverbindungen des Humus sich nur schwer zu Ammoniak und Nitrate zersetzen.

Der Humus macht den Boden lockerer und für die Pflanzen ausbeutungsfähiger. Ein humöser Boden enthält stets mehr Feuchtigkeit als ein humusarmer Boden. Auch will ich hier vorgreifend erwähnen, dass das Wurzelsystem der Pflanzen sich in einem humusreichen Boden ganz anders verhält, als etwa in einem reinen Sandboden. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften des

1) Nutideus koprogena Bildningar. Gyttja, Dy, Torf och Mylla. Kong. svensk. Vetensk. akad. Handling Nyd. F. 4. 1861/62. Im Auszuge übersetzt von E. Ramann. Landwirthschaftl. Jahrbücher, 1888, p. 405.

2) Natürliche Humusformen, p. 173.

Humus zeigen manche Schwankungen. So ist z. B. ein Moorboden, den man hat austrocknen lassen, nicht mehr im Stande, nach dem Austrocknen so viel Wasser zu absorbiren, wie vor dem Austrocknen. Auch durch Temperaturerhöhung ändert sich das Löslichkeitsverhältniss des Humus in Wasser. Frank[1]) erhitzte Moorboden längere Zeit auf 100° C und fand, dass sich von einem in dieser Weise behandelten Boden bedeutend mehr in Wasser löste, als von demselben Boden, welcher nicht durch Wärme aufgeschlossen wurde. Er fand, dass 30 g Moorboden unerhitzt 0,109 g, nach dem Erhitzen auf 100° C jedoch 0,268 g im Wasser Lösliches lieferten. Es ist dies eine Thatsache, welche beim Moorbrennen von Wichtigkeit ist. Durch das Brennen werden nicht allein die veraschten Theile für die Pflanzen verwendbar, auch das umgebende Moor, welches nur erwärmt wurde, wird dadurch aufgeschlossen und für die Pflanzen ausbeutungsfähiger. Die Moore, jene gewaltigen Humuslager, beeinflussen auch das Klima der betreffenden Gegenden. Krey[2]) erwähnt darüber Folgendes: „Moore von bedeutender Ausdehnung erzeugen in Folge der durch die starke Verdunstung gebundenen Wärme über sich eine wesentlich kältere Atmosphäre, als die umgebenden Nichtmoorböden. Eine Folge hiervon ist, dass mit Wasser gesättigte Luftströme, sobald dieselben die Morastatmosphäre erreichen, plötzlich sich rasch abkühlen, und dadurch einen Theil ihres Wassers theils als Nebel, theils als Regen weit intensiver auf das Moor fallen lassen. Es sind daher die Niederschläge in Moorgegenden häufig weit bedeutender, als in nahe gelegenen Sanddistrikten."

Bei der mikroskopischen Untersuchung[3]) des Humus findet man die Hauptmasse soweit in der Zersetzung vorgeschritten, dass man kein klares Bild erhält. Jedoch findet man häufig noch gut erhaltene Pflanzentheile vor, welche der Zersetzung einen bedeutenden Widerstand entgegensetzten.

Der Waldhumus besteht der Hauptsache nach aus zu Grunde gegangenen Blättern, Borken- und Holztheilen u. s. w. Ausserdem

---

1) A. B. Frank. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, p. 134.

2) Friedrich Krey, Die Moorkultur.

3) Der von mir untersuchte Humus stammt meistens aus der Umgegend von Berlin, Tegeler Wald, Grunewald, Steglitz, Johannisthal und den Emsmooren in der Umgegend von Papenburg, Lingen und Meppen.

ist der Boden von Pilzgewebe reichlich durchsetzt, überall dringen die Pilzfäden ein. Die Pilzfäden sind es, welche den Humificationsprocess einleiten. Die Blätter der Bäume, wenn sie vom Regen durchweicht auf dem Waldboden lagern, werden alsbald von den Pilzen als willkommene Beute in Angriff genommen. Ist durch Bruch oder Stoss oder durch den Zersetzungsprocess selbst erst einmal die Cuticula und Epidermis an bestimmten Stellen zerstört, so ist den Pilzfäden das Eindringen in die Blätter bedeutend erleichtert. Die Pilzfäden scheinen sich mit Vorliebe zuerst des Schwammparenchyms der Blätter zu bemächtigen, wenigstens fand ich das Schwammparenchym stets mehr mit Pilzfäden durchsetzt, als das Palissadenparenchym, wovon ich mich durch Quer- und Flächenschnitte leicht überzeugen konnte. Beim verwesenden Holz bemächtigen die Pilzfäden sich mit Vorliebe der Markstrahlzellen. Bei Untersuchungen, welche ich an lebenden Bäumen vornahm, fand ich wohl in einzelnen Fällen die Borke unten am Stamme verpilzt, dahingegen erwies sich die Borke in höheren Regionen pilzfrei. Diese Pilzmycelien, meistens von brauner Farbe, jedoch auch ganz farblos, kommen in jedem Waldhumus und Moorboden vor. Dieselben gehören verschiedenen Pilzarten an, und zeichnen sich durch die sogenannten Schnallenzellen aus. Der am häufigsten vorkommende Pilz ist wohl Cladosporium humifaciens Rostrup. Doch kommen auch Pilzmycelien vor, die sich nicht von vornherein bestimmen lassen, wie von Hymenomyceten und verschiedenen anderen Pilzarten. Selbst in den tieferen Moorschichten fand ich noch Pilzfäden vor. Meistens waren es braune, abgestorbene Pilzfäden, die allen Zersetzungsprocessen widerstanden hatten. Lebendes Pilzmycel fand sich auch manchmal vor. Während die todten Pilzfäden immer nur einzelne zerrissene Fäden darstellten, bestand das lebende Pilzmycelium aus zahlreichen verschlungenen Fäden.

Die Emsmoore sind meistens Hochmoore, deren obere Schicht fast nur aus Sphagnum gebildet wird; die unteren Schichten geben das eigentliche Material für den Torf. Man findet in diesen Mooren in allen Schichten häufig eine braune faserige Masse, welche jedenfalls viele Jahre den Zersetzungsprocessen widerstanden hat. Dieses braune faserige Gewebe findet sich im Moore oft in Schichten vor, in der Dicke von mehreren Fuss. Beispielsweise enthielt ein Torf von 300 ccm Inhalt ein Drittel seines Volumens solcher Faser. Die

Hauptmasse dieser Faser erwies sich als Epidermiszellen monocotyler Pflanzen. Epidermiszellen von dicotylen Pflanzen, Fibrovasalstränge oder Bastfasern fand ich nur selten vor. Diese Epidermiszellen waren so gut erhalten, dass sogar die Spaltöffnungen noch deutlich erkennbar waren. Bei der Untersuchung erwies es sich als nothwendig, die Faser wegen der sehr störenden braunen Farbe vorher zu bleichen, wozu ich mich mit gutem Erfolge der unterchlorigen Säure bediente. Auch waren öfters Färbungen nothwendig, bei denen mir das Safranin stets gute Dienste leistete, mit denen sich die Zellenmembranen besonders gut färbten. Auf diese Weise liessen sich die Epidermiszellen mono- und dycotyler Pflanzen besonders gut unterscheiden. Durch Vergleichung der im Moor vorgefundenen Epidermiszellen mit denen lebender Pflanzen gelang es mir zu constatiren, dass die Hauptmasse dieses Gewebes von Eriophorum-Arten und von Narthecium ossifragum herrühren, und zwar sind es vielfach die breiteren Scheiden dieser Pflanzen, welche sich in der Nähe der Wurzeln befinden. Diese Angaben passen für die aus den Mooren in der Umgegend von Papenburg stammenden Gewebe und Pflanzen. Diese Pflanzen sind auf jenen Mooren vorherrschend gewesen, haben aber in dem Maassstabe abgenommen, als die Entwässerung dieser Moore vorangeschritten ist. Im Moore aus der Gegend von Meppen fand ich vielfach Epidermiszellen mit Spaltöffnungen vor, von denen ich mit Sicherheit die Stammpflanze noch nicht angeben kann[1]). Diese Epidermiszellen stimmen mit denen von Avena sativa überein, doch ist letztere Pflanze ausgeschlossen.

## III. Ueber das Verhalten der Pflanzenwurzeln im Substrat.

Im Allgemeinen nehmen die Pflanzen die Nährstoffe durch die Wurzeln auf. Die Aufnahme des Kohlenstoffes aus der Luft bedarf keiner Erwähnung. Wenn ich hier von Wurzeln rede, so meine ich damit Wurzeln im physiologischen Sinne. Die Pilzmycelien, die Rhizinen der Bryophyten sind also auch unter dem Begriff Wurzeln zu fassen. Es würde den bescheidenen Rahmen einer

1) Da meine Untersuchungen zur Zeit noch nicht abgeschlossen sind, so behalte ich mir die Bearbeitung dieses Gegenstandes vor.

Dissertation weit überschreiten, wollte ich hier auf alle Pflanzenfamilien eingehen und das Verhalten ihrer Wurzeln näher beleuchten. Selbstverständlich richtete ich bei allen meinen Untersuchungen mein Augenmerk besonders auf solche Fälle, wo es sich um eine Verwerthung organischer Substanzen handelte.

## A. Pflanzen mit unechten Wurzeln.

### a) Pilze.

In erster Beziehung wären hier die Pilze, die wegen ihres Chlorophyllmangels auf organische Substanzen angewiesen sind, zu betrachten. Die Pilze sind entweder Parasiten oder Saprophyten. Der Parasitismus, der auch sonst im Pflanzenreich vielfach verbreitet vorkommt, hat für diese Arbeit keine Bedeutung, weil in diesem Falle einfach die Pflanzen, die von anderen Pflanzen bereitete Nahrung verwerthen. Von den Pilzen ist es schon lange bekannt, dass sie sich zu ihrer Ernährung organischer Substanzen bedienen. Bei ihnen kann die Ernährung schon durch eine einzige organische Stickstoffverbindung erfolgen. Eiweissstoffe, Peptone, Amide (wie Asparagin, Leucin, Tyrosin), Harnstoff, Hippursäure, Harnsäure, Glykokoll, Guanin, Kreatin, Acetamid, Propylamin sind jedes für sich vortreffliche Pilznahrungsmittel.

### b) Algen und Flechten.

Die Algen und Flechten können hier unberücksichtigt bleiben. Die niedrigen Algen spielen eine zu unbedeutende Rolle und bei den höher organisirten Algen der Gattung Fucus und Laminaria findet die Nahrungsaufnahme durch die ganze Oberfläche der Pflanze statt. Man findet allerdings diese Pflanzen an der Basis durch ein vielverzweigtes Wurzelsystem sehr fest an Steine und Felsen angeklammert. Die Wurzel dient hier aber nur als Haftorgan, um der Pflanze einen Halt gegen die Meeresströmungen zu geben. Bei den Flechten endlich sind es ja wieder Pilze, welche für die Nahrungsaufnahme sorgen.

### c) Moose.

Unter den Bryophyten sind es hauptsächlich die Laubmoose, welche durch das massenhafte Auftreten von Rhizinen (Wurzelhaare) eine nicht unwichtige Rolle spielen. Die Rhizinen treten bei den meisten Laubmoosen, mit Ausnahme der Abtheilung Sphagna, bei der sie nur spärlich und kümmerlich entwickelt sind, in grosser Anzahl auf. Sie treten aus der Basis des Stamme hervor, oft überkleiden sie ihn gänzlich mit einem rothbraunen Filz. Die Verzweigung der Rhizinen im Boden ist bei manchen Laubmoosen eine sehr reichliche, häufig stellen sie einen dichten unentwirrbaren Filz dar. Unsere Waldbäume findet man fast alle mit einem grünen Kleide von Flechten und Moosen überzogen. In die längst abgestorbene Borke dieser Bäume treiben sie ihre Rhizinen. Während die Flechten harmloser Natur sind, soweit sie auf Bäumen vorkommen, leisten die Moose schon Bedeutendes. Die Rhizinen dringen von Zelle zu Zelle, indem sie die Zellmembranen durchbohren. Da die Moose immer in grösserer Anzahl auftreten, so findet man derartige Borke oder derartiges Holz von zahllosen Rhizinen durchdrungen. Ein Längsschnitt, wie ihn Taf. VI, Fig. 1 darstellt, kann uns davon überzeugen. Die dickeren Rhizinen sind die älteren und zeichnen sich durch eine dunkelbraune Farbe aus, während die dünneren und jüngeren von hellbrauner Farbe sind. Die Rhizinen stellen einfache Zellfäden dar, welche durch schiefe Querwände getheilt sind. In dieser Figur sind absichtlich viele Rhizinen fortgelassen, da sie das Bild nur undeutlich machen würden. In Fig. 2 ist ein Stück desselben Holzes bei stärkerer Vergrösserung abgebildet, in der Zelle A B dringt eine Rhizine von unten durch einen Tüpfel ein und durchbohrt zweimal die Zellwand dieser Zelle. In der benachbarten Zelle sind drei Rhizinen eingedrungen. Die hier abgebildeten Rhizinen stammten von Bryineen und waren in Coniferenholz eingedrungen, welches schon einige Zeit der Humification unterlegen hatte. Ich will hier gleich erwähnen, dass es nicht leicht ist, derartige gute Schnitte zu erhalten, da das Holz meistens schon zu weit in der Humification vorgeschritten und deshalb bröcklich ist. Auch ist das vom Wasser durchdrungene Holz dann

so locker, dass es beim Schneiden leicht aus einander fällt. Aus diesem Grunde ist es zweckmässig, das Holz mit einem geeigneten Bindemittel zu durchtränken und nachher zu härten. Zu dem Zwecke liess ich die betreffenden, mit den Rhizinen oder Wurzeln versehenen Objecte einige Zeit in Glyceringelatine liegen und bewirkte dann durch absoluten Alkohol die Härtung. Auf diese Weise gelang es mir, eine Reihe brauchbarer Schnitte zu erhalten.

### d) Gefässkryptogamen.

Der Pteridophyten braucht an dieser Stelle nicht besonders gedacht zu werden, da sie bereits echte Wurzeln besitzen und sich in dieser Beziehung den höheren Pflanzen anschliessen. Welche Dimensionen die unterirdischen Theile annehmen können, lehren uns am besten die Schachtelhalme, deren Rhizome oft grosse Flächen beherrschen.

## B. Pflanzen mit echten Wurzeln.

### a) Pflanzen mit unverpilzten Wurzeln.

Die Ausbildung des Wurzelsystems richtet sich nach dem Substrat, in dem die Pflanzen wachsen. Das Wurzelsystem der Wasser- und Sumpfpflanzen ist viel weniger entwickelt, als das der Landpflanzen, welche in einem trockenen Boden wachsen. Frank Schwarz[1]) hat gefunden, dass Wurzeln, denen die Nahrung nur im gelösten Zustande mit Wasser zugeführt wurde (Wasserkulturen, feuchter Erdboden) eine Verlangsamung des Längenwachsthums zeigen, zugleich tritt eine Hemmung in der Wurzelhaarbildung auf. Ein verlangsamtes Längenwachsthum tritt allerdings in sehr feuchtem Boden auf und die Wurzelhaarbildung unterbleibt meistens vollständig, auch die Wurzelhaube bleibt ziemlich schwach ausgebildet, wie unsere Sumpf- und Moorpflanzen beweisen.

---

1) Frank Schwarz, Wurzelhaare-Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, 1883, Bd. I, Heft 2.

In einem weniger feuchten Boden, vor allem im Humusboden, tritt ein sehr üppiges und reich verzweigtes Wachsthum ein. Während im Sandboden die Thätigkeit der Wurzeln sich fast ganz und gar auf das Längenwachsthum beschränkt, tritt im Humus der umgekehrte Fall ein. Die Wurzeln verzweigen sich und zeigen das Bestreben, den Humus allseitig auszubeuten. Folgender Versuch, der durch beigefügte Abbildung näher veranschaulicht wird, mag dies beweisen. Der Apparat, den ich zu diesem Versuche benutzte, bestand aus einem schmalen Kasten von rechtwinkliger Form und $^1/_2$ m Höhe. Derselbe verengte sich nach unten und war mit schiefen Glaswänden versehen, so dass nach dem Gesetze des Geotropismus die Wurzeln gezwungen waren, die Seitenwände zu treffen. Die Glaswände gestatteten die Beobachtung der Entwickelung des Wurzelsystems. Es wurden zwei Versuche gemacht. Der eine Kasten wurde abwechselnd mit einer Schicht Sand, Moorboden, Sand, Humus, Sand gefüllt und mit Phaseolus multiflorus bepflanzt; der andere enthielt nur Sand, Moorboden, Sand, in ihm wuchsen Pflanzen von Zea mays. Der Moorboden wurde zu diesem Versuche vorher durchgesiebt und ordentlich durchlüftet. Nach einigen Wochen wurden beide Apparate photographirt. Die Pflanzen wurden nicht mit photographirt, sondern nur das Wurzelsystem. Auf diese Weise erhielt ich das beigefügte Bild (Taf. V). Ueberall, wo die Wurzeln Humus oder Moorboden passirt hatten, war eine reiche Verzweigung des Wurzelsystems eingetreten, während dort, wo die Wurzeln Sand durchdrungen hatten, die Ausbildung der Nebenwurzeln fast ganz und gar unterblieben war. Hieraus geht hervor, dass die Pflanzenwurzeln das Bestreben haben, den Humus nach allen Richtungen hin auszubeuten. Dieses Verhalten der Wurzeln spielt in der Natur eine grosse Rolle. In den Wäldern ist der Boden immer mit einer mehr oder weniger dicken Humusschicht bedeckt. So fand ich z. B. im Tegeler Wald, wo die Humusschicht an der betreffenden Stelle etwa 15 cm dick war, die Wurzeln von Ericaceen sehr reich verzweigt, während sie in der darunter liegenden Sandschicht sehr spärlich wurden. Auch kommt dieses Verhalten der Wurzeln bei der Rimpau'schen Moorkultur in Betracht. Bei der Rimpau'schen Moorkultur wird bekanntlich der entwässerte Boden mit einer Erdschicht überdeckt. Man findet auch hier die Wurzeln am reichlichsten im Moorboden verzweigt.

Die Verzweigung des Wurzelsystems im Boden ist eine viel grössere, als man gewöhnlich glaubt. Den Raum, den das Wurzelsystem im Boden einnimmt, kann man nach Sachs[1]) bei einer kräftig entwickelten Sonnenrose, bei dem Hanf und Kürbis auf mehr als einen Cubikmeter annehmen und bei grossen Bäumen selbst auf Hunderte von Cubikmetern. S. Clark hat sich die Mühe nicht verdriessen lassen, die Länge aller Wurzeln einer grossen Kürbispflanze zu berechnen und fand, dass dieselbe 25 km betrug.

Auch darin täuscht man sich öfter, bis zu welcher Tiefe die Wurzeln in den Boden dringen. Für gewöhnlich nimmt man eine viel zu geringe Tiefe an. Es mag mir deshalb gestattet sein, einige Pflanzen mit bedeutender Wurzellänge zu erwähnen. So waren die Wurzeln von Trifolium pratense L. (Rothklee) bis 145 cm tief in den Boden gewachsen, während der oberirdische Theil nur eine Höhe von 58 cm erreicht hatte. Bei Medicago sativa L. (blaue Luzerne) war der oberirdische Theil 106 cm lang, der unterirdische aber 265 cm. Eine fünfjährige Pflanze von Lathyrus silvestris L. zeigte Wurzeln bis zu 275 cm Tiefe. Bei Vicia cassubica wurde das Wurzelsystem bis zu einer Tiefe von 3 m verfolgt[2]).

Bei den Moosen sahen wir, wie diese Pflanzen im Stande waren, mit Hülfe ihrer Rhizinen in organische Substanzen (Borke, Holz) einzudringen, indem sie sich ihren Weg von Zelle zu Zelle bahnten und die ihnen hinderlichen Zellmembranen durchbohrten (Fig. 3). Dass die echten Wurzeln hierin den erwähnten Pflanzen nicht nachstehen, davon kann man sich bald überzeugen. Ein gestürzter Baum im Walde, sich selbst überlassen, fällt gar bald der Zersetzung anheim. Moose überziehen ihn mit einem grünen Kleide, und, wenn die Humification etwas weiter fortgeschritten ist, kommen andere Pflanzen und ergreifen von der willkommenen Wohnstätte Besitz. Sie treiben ihre Wurzeln in den todten Körper, zerstören Zelle auf Zelle, indem die Wurzeln die Zellwände resorbiren. Um diese Vorgänge zu beobachten, ist es nothwendig, dünne Schnitte von solchem Holz, worin Wurzeln gewachsen sind, anzufertigen. Mit Hülfe von Glyceringelatine gelang es mir, auch hier gute

---

1) Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, p. 368.

2) Die beiden ersten Pflanzen finden sich im Landwirthschaftlichen Museum, die beiden letzten im pflanzenphysiologischen Institute zu Berlin ausgestellt.

Schnitte mit den Wurzeln darin zu erhalten (Fig. 3 und 4). Die Wurzeln dringen mit Vorliebe in die Markstrahlzellen ein, weil letztere gegen die Humification am wenigsten resistent sind. Auch scheint das Frühlingsholz leichter von den Wurzeln durchdrungen zu werden als das Herbstholz. Bei meinen Schnitten waren die meisten Wurzeln durch das Frühlingsholz gegangen. Fig. 4 stellt einen Querschnitt durch Coniferenholz dar, die Wurzeln, welche in diesem Falle Scutellaria galericulata angehörten, waren durch das Frühlingsholz gedrungen, bei c ist eine jüngere Wurzel getroffen, welche in eine Zelle eingedrungen ist und deren Wandungen durch das Wurzelsekret resorbirt sind. Wie wir durch Molisch[1]) wissen, besitzt das Wurzelsekret oxydirende Eigenschaften. Es erklärt sich leicht, dass auf diese Weise die Humification des Holzes rasch von statten geht. Ist erst einmal die Wurzel eingedrungen, dann giebt es keinen Halt mehr gegen die Zerstörung des Holzes. Durch das Dickenwachsthum der Wurzel werden die Holzzellen gewaltsam bei Seite gedrängt, so dass die Zelllumina die sonderbarsten Formen annehmen (Fig. 4). Der Zusammenhang der Zellen wird gelockert und die Zellwände werden eng zusammengedrängt, deshalb findet man eine derartige Wurzel stets mit einem braunen oder schwarzen Hof umgeben, herrührend von humificirten Zellwänden. Wurzelhaare werden beim Eindringen der Wurzeln in Holz nicht angelegt, erst wenn die Humification durch die Thätigkeit der Wurzeln weiter vorangeschritten ist, treten Wurzelhaare auf. Bei Drosera rotundifolia und Viola palustris, welche in Sphagnummoor gewachsen waren, konnte ich unter dem Mikroskope constatiren, wie die Wurzelhaare die Zellwände von Sphagnumzellen durchbohrt hatten und von einer Zelle zur anderen wanderten, was ja auch schon von Schlicht[2]) beobachtet wurde. Die Blätter der Sphagnaceen bestehen aus zweierlei Zellen, engen schlauchförmigen, welche Chlorophyll enthalten und dazwischen liegenden grossen Zellen ohne Inhalt, welche daher farblos sind und in deren Wände grosse kreisrunde Löcher entstehen (Fig. 5, y). Die Wurzelhaare von Drosera hatten meistens

1) Ueber Wurzelausscheidungen und deren Einwirkung auf organische Substanzen. Aus dem XCVI. Bande der Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. d. Wissensch., Wien, I. Abth., Oct. Heft, Jahrg. 1887.

2) Albert Schlicht, Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mycorhizen.

die Luftzellen passirt und waren den Chlorophyllzellen aus dem Wege gegangen, indem sie nach unten oder oben auswichen und an einer beliebigen Stelle wieder in das Blatt durch eine Luftzelle eintraten. Doch kamen auch Durchbohrungen der Chlorophyllzellen vor. In Fig. 5 befinden sich nur die dunkel schattirten Theile des Wurzelhaares wirklich in den Sphagnumzellen, der hellere Theil liegt unter der Zelle. Bei z hat die Durchbohrung einer Chlorophyllzelle stattgefunden, bei y ist das Wurzelhaar nach unten ausgewichen.

### b) Pflanzen mit verpilzten Wurzeln.

Die Wurzelhaare haben in erster Beziehung für die Nahrungsaufnahme der Pflanzen zu sorgen. Gerade bei den Humuspflanzen fehlen diese Organe häufig. Durch Frank's[1]) Untersuchungen wissen wir, dass diese Pflanzen reichen Ersatz in den Pilzen des Bodens finden, welche die Thätigkeit der Wurzelhaare übernehmen. Es soll hierdurch keineswegs die Ansicht ausgesprochen werden, als wenn die Pilze nur bei Abwesenheit von Wurzelhaaren an den Wurzeln auftreten. Wir kennen durch Schlicht[2]) Fälle, wo Wurzelhaare und Pilze neben einander vorkommen, allerdings nur bei endotrophisch verpilzten Wurzeln. Die Pilze des Bodens treten mit den Wurzeln in Symbiosis und leisten den letzteren Ammendienste, indem sie für die Nahrungszufuhr sorgen. Frank hat diese Symbiosis mit dem Namen Mycorhiza belegt und zweierlei Arten unterschieden, die ectotrophische und endotrophische Mycorhiza, je nachdem der Pilz die Wurzel äusserlich umspinnt oder in das Zellengewebe der Wurzel eindringt. Für eine ganze Reihe von Pflanzen ist der Wurzelpilz schon von Frank selbst und von Schlicht festgestellt worden. Die Mycorhizen[3]) scheinen auch auf die Wurzel hinsichtlich der Entwicklung ihrer Gestalt verändernd einzuwirken. Im feuchten Humus findet man allgemein, dass die Nebenwurzeln zu Saugwurzeln von eigenthümlicher Gestalt umgeändert sind, wie man bei Birken und Fichten leicht wahrnehmen kann. Diese Saugwurzeln zeigen ein beschränktes Längenwachsthum

1) l. c.
2) l. c.
3) Frank, Lehrb. d. Pflanzenphysiologie, vergl. p. 137.

und verdicken sich besonders gegen die Mitte. Es kommen Fälle vor, wo sämmtliche Nebenwurzeln an der Pflanze an bestimmten Theilen zu derartigen Organen ausgebildet sind. Die Wurzel erhält dadurch ein büschel- oder korallenartiges Aussehen.

Welch wichtigen Dienst die Pilze den betreffenden Pflanzen leisten, lehren uns am besten die chlorophyllfreien Pflanzen. Es sei hier nur auf Monotropa hypopitys verwiesen. Da Monotropa des Chlorophylls entbehrt, ist sie auf organische Nahrung angewiesen. Das Wurzelsystem dieser Pflanze, welches, nebenbei bemerkt, sehr tief in den Boden eindringt, besteht aus zahlreichen, sehr brüchigen, knäuelartig verschlungenen Wurzeln, welche beinahe alle dieselbe Dicke besitzen. Gerade diesen Pflanzen fehlen die für die Nahrungsaufnahme so wichtigen Wurzelhaare. Wir finden fast sämmtliche Wurzeltheile, wie bei anderen Pflanzen auch mit mineralischen und humösen Bestandtheilen beklebt. Durch Kamiensky[1]) wissen wir, dass die Wurzel mit einem Pilzgewebe überzogen ist. Diese Pilzfäden sind es, welche die Thätigkeit der Wurzelhaare übernommen haben. Da man Monotropa stets mit mineralischen Bestandtheilen durch die Pilzfäden behaftet findet, so glaube ich, den Pilzfäden auch die auflösenden Eigenschaften der Wurzelhaare zusprechen zu dürfen.

Schon vorhin erwähnte ich der Ericaceen, welche im Waldhumus ein reich verzweigtes Wurzelsystem entwickelt hatten, während die Wurzeln, sobald sie in den unter dem Humus befindlichen Sandboden gelangten, auffallend schwächer wurden. Auch diese Wurzeln waren bis in den Sand hinein verpilzt. Die Epidermiszellen waren mit einem Pseudoparenchym von Pilzfäden erfüllt, einer farblosen trüben Masse, welche sich erst bei stärkerer Vergrösserung als Pilzgewebe erwies. Auch fand ich die Wurzeln äusserlich mit einem Pilzgewebe umgeben. An einigen Pflanzen bemerkte ich auch, dass das äussere und innere Pilzgewebe in Verbindung stand, da die Pilzfäden durch die Zellmembranen der Epidermiszellen gingen. Im übrigen verweise ich auf die schon öfter citirte Arbeit von Frank. Da die Ericaceen absolut keine Wurzelhaare besitzen, so liegt es nahe, dass die Pilzfäden deren Thätigkeit übernehmen. Für Buchen ist diese Thatsache von

1) Vergl. Sachs, Pflanzenphysiologie, p. 368.

Frank genügend durch Parallelkulturen nachgewiesen worden. Es ist doch wohl anzunehmen, dass die anderen Pflanzen mit verpilzten Wurzeln sich ebenso verhalten. Da man die Pilzfäden, wenn sie im Sandboden gewachsen sind, stets in ähnlicher Weise mit mineralischen Bestandtheilen eng verwachsen antrifft, wie die Wurzelhaare, so scheint mir dieses wiederum dafür zu sprechen, dass die Pilzfäden auflösende Kraft besitzen. Ein Versuch mit Vaccinium Vitis idaea und einer Marmorplatte, wie Sachs solche bei den Wurzelhaaren in Anwendung brachte, lieferte kein klares Corrosionsbild. Dieser Versuch giebt deshalb kein so günstiges Resultat, da man stets säurefreien Humus anwenden muss, während diese Pflanzen mit Vorliebe in saurem Humus wachsen. Die Humussäuren würden auch die polirte Marmorplatte anätzen.

Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorhizen erwähnt Frank unter anderem: „Der Pilz der Mycorhiza führt dem Baume ausser dem nöthigen Wasser und den mineralischen Bodennährstoffen auch noch organische, direkt aus dem Humus und den verwesten Pflanzenresten entlehnte Stoffe zu. Zu dieser unmittelbaren Verwerthung organischer vegetabilischer Abfälle für die Ernährung wird der Baum nur durch den Mycorhizenpilz befähigt."

Im Tegeler Walde habe ich öfters Kiefern angetroffen, deren Stammbasis von Vaccinium Vitis idaea rund umwachsen und deren Borke in nicht seltenen Fällen von den Wurzeln der Vaccineen vollständig durchwachsen war. Die Borke war sehr wohl erhalten und verhältnissmässig wenig durchweicht. Der Boden in Kiefernwäldern ist bekanntlich stets trockener, als der von Laubwäldern. Die Borke war so sehr von den Wurzeln durchwuchert, dass das Ganze wie zusammenhängend aussah. Eine Trennung von Borke und Wurzeln gelang nur schwer. Die Pilzfäden, die treuen Begleiter der Ericaceen und Vaccineen hatten auch diese Pflanze (Vaccinium Vitis idaea) auf ihrem schwierigen Wege nicht verlassen. Die Wurzeln waren auch in diesem Falle verpilzt.

## C. Pflanzen, welche zur Ausbeutung der Nährstoffe besondere Organe besitzen.

Bis jetzt hatten wir es mit Pflanzen zu thun, welche sich zu ihrer Ernährung der Wurzeln und Pilze bedienen. Es giebt aber auch Pflanzen, welche mit besonderen Organen versehen sind, mit deren Hülfe sie sich der Nährstoffe bemächtigen. In derselben Weise, wie die parasitischen Cuscuteen und Orobancheen ihre Nahrung durch die Haustorien aus ihren Wirthen beziehen, ebenso besitzen einige Humusbewohner besondere Organe zur Ausbeutung des Humus. Von einigen Rhinantaceen wissen wir, dass sie sich auch saprophytisch ernähren können. Koch[1]) hat gefunden, dass die Haustorien von Melampyrum pratense nicht nur parasitisch die Wurzeln anderer Pflanzen ausbeuten, sondern auch vorzugsweise mit kleinen, im Waldhumus enthaltenen organischen Resten wie Holzstückchen, Borkentheile etc. verwachsen und sie dann aussaugen. Ich habe daraufhin die mir zugänglichen Rhinantaceen auf ihren Saprophytismus untersucht. Die saprophytischen Eigenschaften von Melampyrum kann ich bestätigen. Melampyrum fand ich häufig mit kleinen Aestchen und Holzstücken verwachsen (Fig. 6). Melampyrum findet man auch auf Gramineenwurzeln schmarotzend, doch scheint bei dieser Pflanze der Saprophytismus vorzuherrschen.

Pedicularis palustris zeichnet sich vor anderen Rhinantaceen durch kräftig entwickelte Haustorien aus. Diese Pflanze fand ich meistens auf Gramineenwurzeln schmarotzend, doch ist es mir auch gelungen sie saprophytisch mit vegetabilischen Resten verwachsen anzutreffen. Ich fand Pedicularis auf einer Moorwiese, welche lange unter Wasser gestanden hatte. In unmittelbarer Nähe befanden sich keine Pflanzen. Als ich sie vorsichtig dem Boden entnahm, fand ich sie mit kleinen Aestchen, vielleicht von Heidekräutern herrührend, verwachsen, vorzugsweise hatten die Haustorien sich eines der Zersetzung anheim gefallenen Rhizoms, wahrscheinlich von Triticum repens (Fig. 7) bemächtigt. Die Annahme, dass das betreffende Rhizom etwa durch Pedicularis zum Absterben gebracht worden sei, war ausgeschlossen, wie aus der ganzen Bodenunter-

1) l. c.

suchung hervorging. Bei Rhinantus minor, bei Euphrasia officinalis und Euphrasia Odontites konnte ich immer nur Parasitismus [1]) constatiren. Die Verwachsung geschieht wie Koch [2]) angegeben hat. Das Nährobject wird von den Haustorien zangenförmig umschlossen, dann wachsen die mittleren Zellschichten des Haustoriums keilförmig in das Nährobject hinein, dringen bis zu den Gefässbündeln vor und saugen dasselbe aus. Bilden [3]) kleine Aestchen, Holzstückchen das Nährobject, so tritt durch die saugende Wirkung der eingedrungenen Initialien an den offenen Enden des Objectes Wasser und Luft ein, wodurch die Zersetzung befördert wird. Die Rhinantaceen besitzen ein schwach entwickeltes Wurzelsystem ohne Wurzelhaare. Der Parasitismus erklärt sich also leicht, doch scheinen diese Pflanzen sich unter geeigneten Umständen auch dem Saprophytismus hingeben zu können.

## IV. Untersuchungen einiger Humuspflanzen in Bezug auf Wurzelhaare und Verpilzung nebst Angabe der Standorte.

Es ist nicht meine Absicht, unter dieser Rubrik lediglich neue Befunde anzuführen, ich will nur eine Reihe von mir untersuchter Pflanzen in systematischer Reihenfolge anführen, woraus das Verhalten der Wurzeln dieser Pflanzen im Boden ersichtlich ist. Von manchen Pflanzen, z. B. den Ericaceen, Vaccineen, Orchideen, Monotropa Hypopitys ist dieses schon längst bekannt, doch mögen sie der Uebersicht wegen hier mitangeführt werden.

### Filices.

### Botrychium Lunaria Sw.

Hochmoor bei Papenburg. Der unterirdische Theil der Pflanze ist mit einem dichten Filz von Wurzelhaaren besetzt, welche mit den Bodenbestandtheilen verwachsen sind, so dass die Pflanze mit einem förmlichen Humushöschen umgeben ist.

---

1) Meines Wissens hat Koch, welcher schon seit längerer Zeit über die Entwicklungsgeschichte der Rhinantaceen arbeitet, bis jetzt bei keiner anderen Rhinantacee Saprophytismus constatirt.

2) l. c.

3) Koch l. c.

Polystichum Thelypteris Rth.
Grunewaldmoor.

Das ganze Wurzelsystem bildet ein grosses Netzwerk von schwarzen unverpilzten Wurzeln, welche mit braunen Wurzelhaaren besetzt sind.

Equisetaceae.
Equisetum hiemale L.

Garten der Landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin.

An den Knotenpunkten der Internodien sitzen lange, braune Wurzelhaare.

Equisetum silvaticum L.

Humusboden bei Aschendorf. Diese Pflanze besitzt Knollen, welche reichlich mit braunen Wurzelhaaren besetzt sind, sonst wie bei Equisetum hiemale L.

Die Equiseten besitzen unverpilzte Wurzeln, welche ebenfalls an den Knotenpunkten entspringen.

Gramineae.
Zea mays L.

Im Moorboden kultivirt.

Triticum repens L.
Moorwiese.

Bei beiden waren Wurzelhaare vorhanden und die Wurzeln unverpilzt.

Cyperaceae.
Eriophorum angustifolium Rth.
Eriophorum latifolium Hoppe.
Eriophorum vaginatum L.

Hochmoor bei Papenburg.

Alle waren mit Wurzelhaaren versehen und unverpilzt.

Cariceae.
Carex arenaria L. (Sandboden).
Carex disticha Huds.
Carex vulpina L.
Carex pulicaris L.
Carex flava L.

Moorwiese bei Papenburg.

Bei sämmtlichen waren Wurzelhaare vorhanden und die Wurzeln unverpilzt.

Liliaceae.

Narthecium ossifragum Huds.

Hochmoor bei Papenburg.

Es wurden viele Exemplare von den verschiedensten Standorten untersucht und die Wurzeln nie verpilzt, sondern stets mit Wurzelhaaren befunden.

Orchideae.

Orchis maculata L. (Wiese).

Platanthera bifolia L. (Heide).

Bei Aschendorf.

Epipactis latifolia All.

Variatio viridans Crntz.

Herzoglich Arenberg Meppen'sche Forsten bei Herbrum.

Alle diese Pflanzen waren endotrophisch verpilzt. Rudimentäre Wurzelhaare sind vorhanden.

Araceae.

Calla palustris L.

Sumpfwiese bei Papenburg.

Wurzelhaare waren nicht vorhanden. Das Rhizom war mit über 40 cm langen, fadenförmigen, pilzfreien Wurzeln reichlich besetzt.

Myricaceae.

Myrica Gale L.

Hochmoor bei Papenburg.

In vielen Exemplaren untersucht, niemals verpilzt, sondern stets mit Wurzelhaaren versehen vorgefunden.

Betulaceae.

Betula pubescens Ehrh.

Hochmoor bei Papenburg.

War ectotrophisch verpilzt und ohne Wurzelhaare.

Primulaceae.

Lysimachia vulgaris L.

Tegeler Wald.

Endotrophisch verpilzt und mit Wurzelhaaren in geringer Zahl versehen.

Lysimachia nummularia L.

Moorwiese bei Papenburg.

Besass reichlich Wurzelhaare und war unverpilzt.

Lentibuliaceae.

Pinguicula vulgaris L.

Moor bei Bokel bei Papenburg.

Niemals verpilzt, sondern stets mit Wurzelhaaren versehen vorgefunden.

Labiatae.

Lycopus europaeus L.

Am Ufer von Gräben bei Papenburg.

Stets mit Wurzelhaaren und unverpilzt vorgefunden.

Scutellaria galericulata L.

Wuchs in verfaultem Holze, besass Wurzelhaare und war pilzfrei.

Galeopsis ochroleuca Lmk.

Waldhumus Bokel bei Papenburg.

Besass Wurzelhaare und war unverpilzt.

Rhinanthaceae.

Melampyrum pratense L.

Tegeler Wald und Johannisthal.

Pedicularis palustris L.

Moor bei Papenburg.

Rhinanthus minor L.

Moorwiese bei Papenburg.

Euphrasia officinalis L.

Euphrasia odontites L.

Steglitz.

Das Wurzelsystem ist bei allen auffallend schwach. Wurzelhaare sind meistens garnicht, oder doch nur sehr spärlich vorhanden. Die Rhinanthaceen besitzen für die Nahrungsaufnahme besondere Organe in den Haustorien.

Gentianaceae.

Gentiana Pneumonanthe L.

Moorwiese bei Papenburg.

Menyanthes trifoliata L.

Sumpfwiese. Bei beiden waren unverpilzte Wurzeln mit Wurzelhaaren vorhanden.

Monotropeae.

Monotropa hypopitys L.

Wald bei Johannisthal.

Wurzelhaare fehlen vollständig, die Wurzeln sind aber ektotrophisch verpilzt.

Ericaceae.

Calluna vulgaris Salisb.

Erica tetralix L.

Heide bei Papenburg.

Ledum palustre L.

Grunewaldmoor.

Alle endotrophisch verpilzt und wurzelhaarfrei.

Vaccineae.

Vaccinium uliginosum L.

Moorboden bei Bokel bei Papenburg.

Vaccinium myrtillus L.

Tegeler Wald.

Vaccinium Vitis idaea L.

Tegeler Wald.

Vaccinium oxycoccus L.

Hochmoor bei Papenburg.

Andromeda polifolia L.

Grunewald.

Die Wurzeln waren sammt und sonders endotrophisch verpilzt und ohne Wurzelhaare.

Compositae.

Taraxacum palustre D.C.

Hochmoor bei Papenburg.

Arnica montana L.

Heide bei Bokel bei Papenburg.

Senecio paluster D.C.

Hochmoor bei Papenburg.

Senecio jacobaea L.

Moorwiese. Dieselben waren alle mit Wurzelhaaren versehen und unverpilzt.

Helichrysum arenarium L.

Heide bei Papenburg.

War endotrophisch verpilzt und besass Wurzelhaare in geringer Anzahl.

Umbelliferae.

Hydrocotyle vulgaris L.

Hochmoor bei Papenburg.

Niemals verpilzt, sondern stets mit Wurzelhaaren befunden.

Rubiaceae.

Galium uliginosum L.

Galium palustre L.

Hochmoor bei Papenburg.

Mit Wurzelhaaren versehen und unverpilzt.

Onagraceae.

Epilobium angustifolium L.

Epilobium palustre L.

Hochmoor bei Papenburg.

Beide endotrophisch verpilzt und ohne Wurzelhaare.

Rosaceae.

Potentilla Tormentilla Schrnk.

Hochmoor bei Papenburg.

Mit Wurzelhaaren versehen und unverpilzt.

Comarum palustre, verschiedenen Standorten entnommen, stets unverpilzt und mit Wurzelhaaren befunden.

Rubus fructicosus L.

Hochmoor bei Papenburg.

Geum rivale L.

Waldhumus.

Dieselben waren endotrophisch verpilzt und ohne Wurzelhaare.

Papilionaceae.

Genista pilosa L.

Genista anglica L.

Heide bei Papenburg.

Mit Wurzelhaaren versehen und unverpilzt.

Droseraceae.
Drosera rotundifolia L.
Drosera anglica Huds.
Drosera intermedia Hayne.
Hochmoor bei Papenburg und Grunewald.
Unverpilzt und mit Wurzelhaaren versehen.

Parnassia palustris L.
Wiese bei Johannisthal.
Unverpilzt und mit Wurzelhaaren versehen.

Violaceae.
Viola palustris L.
Viola canina L.
Grunewaldmoor. Pilzfrei und mit Wurzelhaaren versehen.

Ranunculaceae.
Caltha palustris L.
Ficaria ranunculoides Rth.
Die Wurzeln waren unverpilzt und mit Wurzelhaaren versehen.

Bei der Untersuchung der vorstehenden Pflanzen wurden vorzugsweise solche ausgewählt, welche auf Mooren häufig vorkommen. Jede Pflanze wurde auf Wurzelhaare und Verpilzung geprüft. Pflanzen, welche Wurzelhaare besitzen, sind im allgemeinen unverpilzt. Es kommen aber auch Pflanzen vor, die trotz der Wurzelhaare noch verpilzt sind, z. B. Orchideen. Calla palustris war weder mit Wurzelhaaren noch Pilzen versehen. Das Rhizom besass aber reichlich über 40 cm lange, fadenförmige Wurzeln. Im Wesentlichen kam ich bei den Untersuchungen der Wurzelpilze zu denselben Resultaten wie Frank[1]) und Schlicht[1]). Dass ich Wurzeln verpilzt fand, welche von Letzteren als pilzfrei befunden wurden und umgekehrt, bedarf keiner besonderen Erwähnung, da die Mycorhizen nicht an bestimmte Pflanzenfamilien gebunden sind, sondern die Verpilzung hauptsächlich von der Bodenbeschaffenheit abhängt. Durch Frank's Untersuchungen wissen wir, dass die Ericaceen alle verpilzt sind. Die Orchideen scheinen sich dieser Pflanzenfamilie anzuschliessen. Bei Epipactis latifolia konnte ich

1) l. c.

endotrophische Mycorhiza feststellen. Frank[1]) fand unter den Orchideen diese Pflanze und Listera ovata unverpilzt. Die Orchideen besitzen ziemlich dicke Wurzeln ohne jegliche Verzweigung. Wurzelhaare sind freilich vorhanden, doch sind dieselben so rudimentär, dass sie für die genügende Nahrungsaufnahme ungeeignet erscheinen. Als Pflanzen, bei denen man als Humuspflanzen wohl Verpilzung voraussetzen dürfte, welche ich aber stets unverpilzt und mit Wurzelhaaren vorfand, seien erwähnt: Eriophorum, Narthecium ossifragum, Myrica Gale, Pinguicula vulgaris, Hydrocotyle vulgaris und Drosera.

Die Sumpfflanzen Menyanthes trifoliata, Caltha palustris und Comarum palustre waren mit Wurzelhaaren versehen.

Bei den meisten von mir untersuchten Wurzelhaaren fand ich die Membran cuticularisirt. Durch besonders stark cuticularisirte Membranen zeichneten sich die Wurzelhaare von Drosera, den Filicineen und Equiseten aus, sie widerstanden am längsten der Einwirkung von Chromsäure. Bei Equisetum silvaticum fand ich die ganze Knolle mit braunen Wurzelhaaren versehen und so fest mit mineralischen Bodenbestandtheilen verwachsen, dass es einer gewissen Kraftanwendung bedurfte, um die Knolle davon frei zu machen.

## V. Schlusswort.

Seit Liebig haben sich die Ansichten über die Fruchtbarkeit des Humus vollständig geändert. Wenn man früher glaubte, dem Humus jegliche Fruchtbarkeit absprechen zu müssen, so weiss man heute, dass er für das Gedeihen der Pflanzen von grossem Nutzen ist. Die Lehre Liebig's, dass der Humus nicht die Ursache, sondern die Folge der Fruchtbarkeit sei, ist längst widerlegt. Auch für diejenigen Pflanzen, für welche der Humus kein directes Nahrungsmittel sein sollte, stellt er doch wenigstens eine werthvolle Quelle dar, aus welcher wichtige Nährstoffe zwar langsam, aber desto ausdauernder fliessen. Die organischen Stoffe erleiden im Boden eine fortwährende Zersetzung. Es findet eine langsame Verbrennung statt, wobei Kohlensäure frei wird, welche auf die sich im Boden

1) l. c.

findenden Alkalisalze aufschliessend wirkt. Auch die Stickstoffverbindungen sind im Boden einer fortwährenden Zersetzung unterworfen. Der als Ammoniak frei werdende Stickstoff verwandelt sich im Boden zu Salpetersäure, welche bekanntlich ein ausgezeichnetes Pflanzennahrungsmittel ist. Endlich wird der Humus selbst mineralisirt. Der Humus schützt also den Boden vor einer vollständigen Ausraubung der organischen Salze durch die Pflanzen.

Einen grossen Antheil an der schnellen Zersetzung der organischen Bodenbestandtheile haben die Pflanzen. Dieser den Landwirthen wohlbekannte Erfahrungssatz wird uns von der Wissenschaft vollauf bestätigt. Die Wurzeln scheiden ein Secret aus, welches sowohl für die mineralischen, als auch für die organischen Substanzen auflösende Kraft besitzt. Durch Sachs' Versuche wissen wir, dass die Pflanzen im Stande sind, auch im Wasser unlösliche Substanzen sich durch Säureausscheidungen nutzbar zu machen. Sachs liess die Wurzeln verschiedener Pflanzen, Bohnen, Mais, Weizen, Kürbis, Tropaeolum, Erbsen u. s. w., über Marmor-Dolomit-Magnesit-Osteolith-(Apatit-) Platten wachsen und fand nach einiger Zeit die Platten von den Wurzeln angeätzt. Dafür, dass die Wurzeln sich den organischen Substanzen gegenüber ebenso aufschliessend verhalten, scheinen die von mir beobachteten Beispiele von Zellmembranendurchbohrungen zu sprechen. Auch erhielt Molisch[1]) Corrosionsbilder auf Elfenbein- und Knochenplatten. Wenngleich es sich in diesen Fällen vorzugsweise um eine Auflösung von Kalksalzen handelte, so glaubt Molisch, dass gleichzeitig eine Auflösung der organischen Substanz stattfand, welches er aus den dunkleren Färbungen der betreffenden Wurzellinien im Vergleich zur Umgebung schliessen zu dürfen glaubt. Die Annahme Sachs'[1]), dass die Membranen der Wurzelhaare von einer sauren Flüssigkeit durchtränkt sind, ist von Molisch insofern bestätigt worden, als er an den Wurzelhaaren von Pflanzen, welche er in einem dunstgesättigten Raume zog, directe Ausscheidung in Tröpfchenform beobachten konnte, welche sauer reagirte. Es tritt also das von den Wurzeln ausgeschiedene Secret in das umgebende Medium über. Die reducirenden Eigenschaften des Wurzelsecrets erwähnt schon Sachs[2]).

1) l. c.

2) Experimental-Physiologie, p. 189.

Molisch[1]) will durch Versuche constatirt haben, dass das Wurzelsecret oxydirende Eigenschaften besitzt, nämlich leicht oxydable Substanzen, wie Guajak, Pyrogallussäure und vor allem Humus zu oxydiren. Von den Versuchen, welche Molisch ausführte, seien nur zwei erwähnt, weil fast alle Versuche in ähnlicher Weise ausgeführt wurden. Zwei Bohnenpflanzen wurden mit ihren Wurzeln in ein mit ca. 20 ccm destillirten Wassers versehenes kleines Becherglas getaucht, darin fünf Minuten belassen und sodann das Wasser mit Guajaklösung geprüft. Nach einer Minute wurde die Emulsion tief blau. Der andere Versuch wurde in folgender Weise ausgeführt. Molisch kultivirte Bohnen im Wasser und vertheilte eine bestimmte Menge des mit dem Wurzelsecret erfüllten Wassers auf drei Eprouvetten. Die erste Eprouvette wurde mit Moorerde, die zweite mit humusreicher Gartenerde, die dritte mit feinem Flusssand versetzt. Nach dem Durchschütteln wurden alle drei Proben mit Guajaklösung versetzt. Ausserdem wurden die einzelnen Proben zur Fernhaltung des atmosphärischen Sauerstoffs mit Olivenöl übergossen. Nach einer halben bis zwei Stunden konnte er folgendes Resultat beobachten. Probe 1 war unverändert, Probe 2 grünlich und Probe 3 tief blau. Offenbar hatten in Probe 1 und 2 die humösen Bestandtheile die Bläuung verhindert, da sie selbst den durch das Wurzelsecret in die Flüssigkeit gelangten Sauerstoff zur eigenen Oxydation verwandten.

Aus diesem letzten Versuch allein geht zunächst nur hervor, dass die humösen Bestandtheile begierig Sauerstoff anziehen, eine Eigenschaft, von der man in der Chemie bei Wasseruntersuchungen schon lange Gebrauch macht. Man versetzt Wasser zur Prüfung auf organische Substanzen mit Kaliumpermanganat-Lösung und beobachtet, in welchem Zeitraume die Reduction eintritt. Aus dem zuerst angeführten Versuch, bei welchem eine tiefe Bläuung des Wassers schon nach einer Minute eintrat, nachdem die Wurzeln nur fünf Minuten eingewirkt hatten, scheint hervorzugehen, dass durch das Wurzelsecret reichlich Sauerstoff in die Flüssigkeit gelangt war. Dieser Versuch gestattet noch immer den Einwand, dass die Bläuung des Guajaks gar nicht vom Wurzelsecret herrührt, sondern vom Sauerstoff, welchen das Wasser schon vorher absorbirt hatte.

---

1) l. c.

Enthält doch Wasser stets Sauerstoff in der gelösten Luft absorbirt. Ein Liter Wasser[1]) absorbirt

bei 0° C = 41 ccm Sauerstoff,
„ + 4° „ = 37 „ „
„ + 10° „ = 32 „ „
„ + 20° „ = 28 „ „

Die im Wasser aufgelöste Luft besteht nach Bunsen im Mittel aus 34,91 % Sauerstoff und 65,09 % Stickstoff.

Es liegt mir fern, die Richtigkeit der Molisch'schen Versuche zu bezweifeln. Da ich jedoch in der Molisch'schen Arbeit nirgends wo einen Parallelversuch erwähnt finde, aus dem hervorgeht, wie sich Wasser mit Wurzelsecret und wie sich Wasser ohne Wurzelsecret gegen Guajaklösung verhält, so habe ich einige der Molisch'schen Versuche mit dieser Ergänzung wiederholt, deren Resultate ich hier anführe. Zunächst muss ich bemerken, dass ich stets mit einer frisch bereiteten Guajaklösung arbeitete, deren Empfindlichkeit ich mit einer äusserst verdünnten Lösung von Kaliumpermanganat jedes Mal vorher prüfte.

1. Versuch. Hierzu wurde eine Hyacinthe benutzt, welche etwa fünf bis sechs Wochen in einem mit Berliner Leitungswasser gefüllten Glase gewachsen war. Die Zwiebel hatte zahlreiche Wurzeln getrieben, welche bis zum Boden des Gefässes (Hyacinthenglas) reichten. Eine Probe des benutzten Wassers und eine Probe desselben Wassers ohne Wurzelsecret wurde mit Guajaklösung versetzt. In beiden Flüssigkeiten traten schwache Bläuungen auf, welche sich aber von einander durch nichts unterschieden. Selbst nach einer Stunde war das Resultat noch ebenso.

2. Versuch. Eine Probe der Flüssigkeit aus einem Kulturgefässe mit zahlreichen achttägigen Pflanzen von Lepidium sativum wurde genau behandelt, wie bei dem vorigen Versuche. Das Resultat war wieder dasselbe, beide Flüssigkeiten wurden schwach blau. Versuche mit Wurzeln von Pisum sativum verliefen ähnlich. Luftwurzeln von Philodendron pertusum, welche ich eine viertel Stunde im Wasser tauchen liess, schienen etwas Sauerstoff an das Wasser abgegeben zu haben, wenigstens bläute sich das betreffende Wasser mit Guajak etwas stärker, als dasselbe Wasser ohne Wurzelsecret.

---

1) Ernst Schmidt, Pharmaceutische Chemie.

Auch wurden Versuche in der Weise ausgeführt, dass ich die Wurzeln der eben erwähnten Pflanzen eine bestimmte Zeit, etwa eine viertel bis eine halbe Stunde, im Wasser beliess, und dann das Wasser mit Guajaklösung prüfte. Ich erhielt stets nur schwache Bläuungen.

Ferner wurde noch folgender Versuch gemacht. Eine Probe Berliner Leitungswasser wurde mit Moorboden und Guajak versetzt; eine andere mit feinem Flusssand und Guajak. Die erste Probe blieb vollkommen unverändert, die zweite Probe mit Flusssand wurde schwach blau.

Aus den zuerst angeführten Versuchen geht hervor, dass die Bläuung der Guajaklösung eben so gut von dem schon ursprünglich im Wasser enthaltenen Sauerstoff, als durch das Wurzelsecret veranlasst worden sein kann. Der letzte Versuch beweist nur, dass die humösen Bestandtheile begierig Sauerstoff anziehen.

Wenngleich Versuche, chlorophyllhaltige Pflanzen mit Humuslösungen zu ernähren, manchmal ungünstige Resultate[1]) lieferten, so sind uns andererseits auch Versuche bekannt, welche sehr gute Erfolge aufzuweisen hatten. Bei den Versuchen der ersteren Art gelangten die Pflanzen meistens nicht zur vollen Entwicklung oder verkümmerten frühzeitig. Zu diesen Versuchen wurden sowohl Lösungen aus künstlichem Humus benutzt, wie auch aus natürlichem. Den künstlichen Humus bereitete man mit Hülfe von Alkalien und nachherige Füllung mit Säuren. Aus diesen letzteren Versuchen mit künstlichem Humus geht nicht hervor, wie die Pflanzen sich verhalten würden, wenn ihnen gleichzeitig anorganische und organische Substanzen geboten würden.

Es ist ja auch nicht gleich, ob man Pflanzen in Humuslösung nach Art der Wasserkulturen zieht, oder ob man etwa Sand anwendet und letzteren mit Humuslösung begiesst. Im ersteren Falle[2]) wird sowohl das Längenwachsthum wie die Wurzelhaarbildung beeinträchtigt. Auch unterbleibt die Wurzelhaarbildung häufig ganz. Im anderen Falle kann man durch richtiges Begiessen den Boden immer auf einen bestimmten Feuchtigkeitsgrad erhalten. Unter

1) Solche Versuche führten u. A. aus: Hartwig Liebig, Chemie u. s. w., 1840, p. 192. Saussure, Rech. chimiques, 1842. Unger, Flora, 1842, p. 241. Wiegmann, Botan. Ztg., 1843, p. 801. Trinchinetti, ebenda, 1845, p. 112.

2) Vergl. p. 294.

diesen Umständen ist die Wurzelhaarbildung nicht gehemmt. Die Wurzelhaare sind Ausstülpungen der Epidermiszellen. Wenn man sich vorstellt, in welch' grosser Anzahl die Wurzelhaare entstehen, so leuchtet es ein, dass auf diese Weise die Epidermis bedeutend vergrössert wird. Aus diesem Grunde scheinen mir die Sandkulturen, welche mit Humuslösung begossen wurden, bedeutend im Vortheil, wie aus dem nachfolgenden Versuche von Frank[1]) hervorgeht. Zwei gleich grosse Kulturgefässe mit einem natürlichen, humusfreien Sandboden, in denen Hafer wuchs, wurden mit Humusextractlösungen begossen. Die Lösungen[2]) wurden in der Weise bereitet, dass der Humus zunächst im Dampfbade aufgeschlossen wurde. Bei der einen Pflanze gelangte die Extractlösung direct zur Verwendung; bei der anderen hingegen wurde die im Wasser gelöste Asche einer gleich grossen Extractmenge angewandt. Es trat nun folgende Erscheinung ein: die Pflanzen, welche den Humus in organischer Form bekamen, lieferten 27,5 g, die anderen Pflanzen dagegen, welche nur die Aschenbestandtheile erhielten, lieferten 10,1 g Erntegewicht.

Von einigen Pflanzen, z. B. Pferdebohnen, Hafer und andere Getreidearten, Polygonum persicaria, Beta vulgaris u. s. w., hat man constatirt, dass sie Humuslösungen absorbirten und zur normalen Entwickelung gelangten. Franz Schultze[3]) liess z. B. junge Runkelrübenpflanzen einen humushaltigen Extract aussaugen und konnte schon nach zwei Stunden nachweisen, dass die verbrennliche Substanz in der Lösung abgenommen hatte.

Endlich kann das günstige Resultat, welches mit den Wasserkulturen mit anorganischen Stoffen erzielt wurde, doch nicht zu Ungunsten des Humus angeführt werden. Durch die Wasserkulturen wird bewiesen, dass die Pflanzen im Stande sind, sich mit einer bestimmten Anzahl von anorganischen Salzen vollständig zu ernähren. Auch diese Versuche lehren uns nicht, wie die Pflanzen sich bei gleichzeitiger Darbietung von anorganischen und organischen Nahrungsstoffen verhalten.

Die Humustheorie hat einen wesentlichen Stützpunkt erhalten durch die Entdeckung der Mycorhizen. Wir wissen, dass gerade

---

1) Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, p. 135.

2) Vergl. p. 289.

3) Chemie, Bd. II, p. 582. 3. Aufl. von Hübner.

die Humusbewohner und gewisse Baumarten, vor allem die Cupuliferen sich nicht selbständig ernähren, sondern sich der Pilze zu ihrer Ernährung bedienen, welche bei ihnen Ammendienste leisten. Der Mycorhizapilz entwickelt sich nur in einem humushaltigen Boden, im Sandboden oder gar im Wasser gedeiht er nicht. Dass aber auch die Pflanzenwurzeln ohne Pilzhülfe im Stande sind, Humus zu verarbeiten, glaube ich durch vorstehende Untersuchungen bewiesen zu haben.

Durch diese Ausführungen kann und soll selbstverständlich nicht bestritten werden, dass die anorganischen Stoffe auch werthvolle und oft allein ausreichende Nahrungsmittel für die Pflanzen sind, sondern es sollten nur die organischen Substanzen als Nährstoffe für die Pflanzen in das rechte Licht gestellt werden. Und somit können wir unsere jetzigen Ansichten über den Werth der organischen Substanzen in folgende kurze Sätze zusammenfassen.

1. Die pflanzlichen und thierischen Substanzen sind für das Gedeihen der Pflanzen von hoher Bedeutung, weil sich aus ihnen allein der Humus bilden kann. Der Humus verändert die physikalischen Eigenschaften des Bodens bedeutend. Er macht den Boden lockerer und für Wasser aufnahmefähiger.

2. Die Pflanzenwurzeln verhalten sich in einem humusreichen Boden anders als in einem humusarmen. Die Wurzeln sind bestrebt, den Humus nach allen Richtungen auszubeuten und entwickeln desshalb in ihm ein sehr reich verzweigtes Wurzelsystem.

3. Nur in einem humushaltigen Boden entwickelt sich der so wichtige Mycorhizapilz.

4. Von einigen chlorophyllhaltigen Pflanzen wissen wir, dass sie mit organischen Resten durch Haustorien verwachsen und dieselben behufs ihrer Ernährung aussaugen. (Melampyrum pratense, Pedicularis palustris.)

5. Die Pflanzen sind im Stande, organische Substanzen, als Blätter, Holz, Borke u. s. w., auch dadurch für sich zu verwerthen, dass sie durch ihre Wurzeln die Zellmembranen dieser Körper durchbohren, also auflösen, und so von Zelle zu Zelle wandern.

## Figurenerklärung.

### Tafel VI.

Fig. 1. Ein Längsschnitt durch humificirtes Coniferenholz, worin Rhizinen von Moosen (Bryineen) gewachsen sind. Die dunkel gehaltenen sind die älteren Rhizinen, die helleren sind die jüngeren. Es sind absichtlich nicht alle Rhizinen gezeichnet worden, um das Bild dadurch nicht undeutlich zu machen. 120 fach vergrössert.

Fig. 2. Ein Stück desselben Holzes stärker vergrössert. In der Zelle A B geht eine Rhizine von unten durch einen Tüpfel und durchbohrt dann noch zweimal die Zellwand dieser Zelle. In der benachbarten Zelle C D sind drei Rhizinen eingedrungen. 700 fach vergrössert.

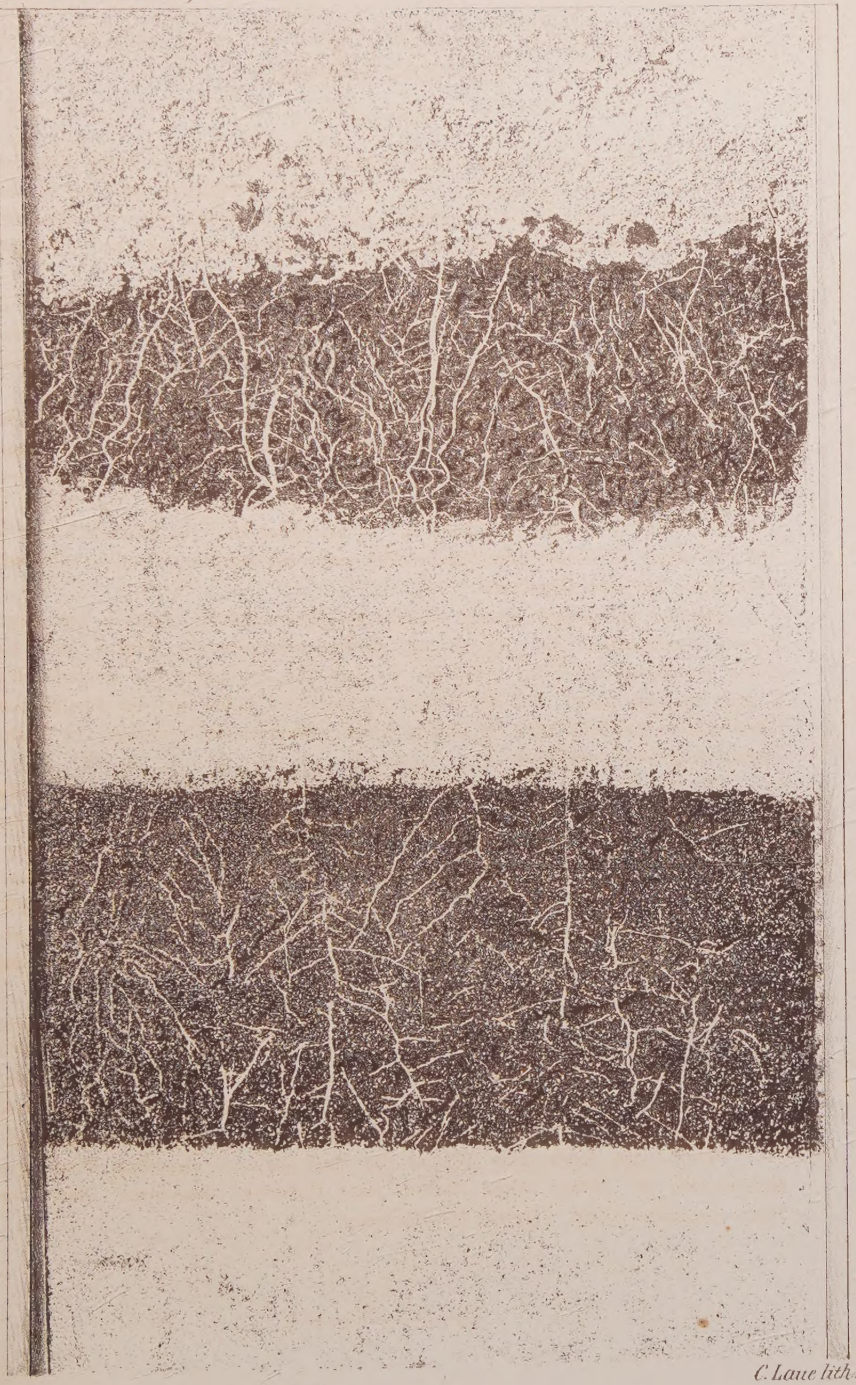
Fig. 3. Querschnitt durch humificirtes Coniferenholz, worin Pflanzenwurzeln gewachsen sind, bei a, b, c sind die Wurzeln getroffen. Bei c ist eine junge Wurzel in eine einzelne Zelle eingedrungen und hat deren Wandungen theilweise resorbirt. Die Wurzeln a und c gehen durch das Frühlingsholz F. Die Wurzel b geht auch noch durch das Herbstholz H. m Markstrahlen. Die Wurzeln a und b sind von einem schwarzen oder braunen Hof umgeben, herrührend von humificirten Holzzellen. 100 fach vergrössert.

Fig. 4. Querschnitt durch humificirtes Coniferenholz, welches von einer Wurzel durchwachsen ist. Durch das Dickenwachsthum der Wurzel sind die Zellen gewaltsam bei Seite gedrängt, so dass die Zelllumina die sonderbarsten Formen erhalten haben. Die der Wurzel angrenzenden Zellen sind der Humification schon anheim gefallen, daher ist sie von einem schwarzen Hof umgeben. m Markstrahl. 125 fach vergrössert.

Fig. 5. Sphagnumzellen von einem Wurzelhaar von Drosera rotundifolia durchbohrt. A B das Wurzelhaar, bei A ist die Spitze des Wurzelhaares. Das Wurzelhaar tritt in Zelle I bei x ein und verlässt die Zelle bei y durch eine ringförmige Oeffnung einer Luftzelle, um bei z in Zelle II einzutreten. Die Chlorophyllzelle der Zelle III ist bei z vom Wurzelhaar durchbohrt, indem die Zellmembranen aufgelöst worden sind. Nur die dunkel gehaltenen Theile des Wurzelhaares sind in die Zellen eingedrungen, der hellere Theil befindet sich unterhalb der Sphagnumzelle. 250 fach vergrössert.

Fig. 6. Ein Stück einer Wurzel von Melampyrum pratense mit einem kleinen Aestchen aus Waldhumus vermittelst eines Haustoriums verwachsen. Die Wurzel von Melampyrum ist roth gehalten, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 sind Haustorien, welche noch kein Nährobject gefunden haben. Bei y ist der Contact mit dem Nährobject hergestellt. Nach der Natur gezeichnet in ca. 5 facher Vergrösserung.

Fig. 7. Ein Stück einer Wurzel von Pedicularis, in derselben Weise wie Melampyrum mit einem todten Rhizom einer Graminee verwachsen. Nach der Natur gezeichnet in ca. 5 facher Vergrösserung.



C. Lane lith.

Fig. 1.

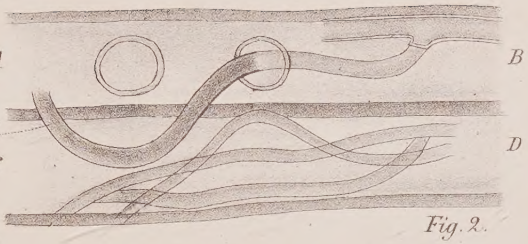



Fig. 2.

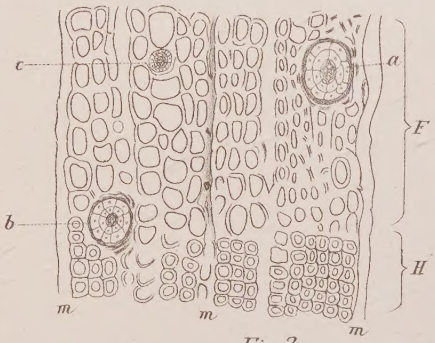



Fig. 3.

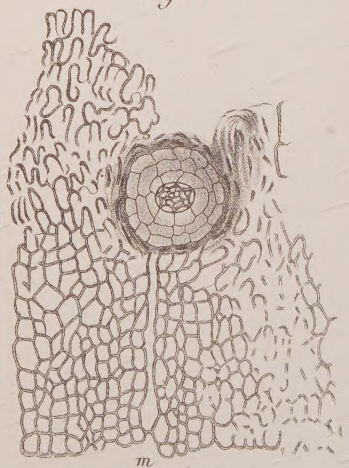



Fig. 4.

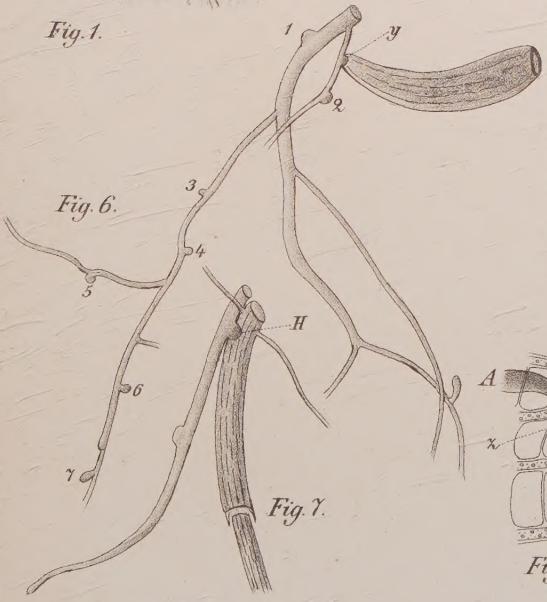



Fig. 6.

Fig. 7.

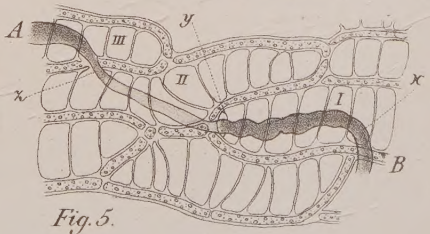



Fig. 5.

C. Laue lith.